

盧守耕教授

八秩榮慶紀念特刊

育種專輯

科學農業社編印發行

中華民國六十四年四月八日



盧宇耕教授 (1896—)

目 錄

盧守耕教授八秩榮慶紀念特刊育種專輯序.....	于景讓	
因子型和環境的交感效應與作物產量的育種.....	戴喬治	1
作物產量選種之準則.....	葉添來	6
取樣大小與親本檢定.....	吳果高	10
導出性狀之遺傳率及其選拔.....	廖雲英、鄔宏藩	13
從統計談選種問題.....	林東貞	16
黑麥染色體遺傳因子分析的一個方法.....	張天定	20
引起玉米胚乳高離胺酸 (Lysine) 含量的突變基因.....	馬 駟	24
穀類作物高產量之生理與形態之特性.....	朱 鈞	30
平衡不完全區集及尤鄧方格之設計與分析及其應用於 作物品種試驗相對效率之研究.....	葉樹藩	34
臺灣水稻品種之更替及今後稻米增產之途徑.....	王慶一	50
美國加州之秈稻育種.....	曾書田	55
象牙海岸水稻品種之改良.....	曾美倉	57
黑小麥之育成.....	陳 成	65
簡述雜交玉米的貢獻及幾項玉米的育種研究.....	張輝雄	74
蜀黍育種之研究.....	黃懿泰、陳 成、畢中本	79
世界甘蔗育種之發展及其趨向.....	石守釗	92
近年來臺灣甘蔗栽培品種之變遷.....	譚貽蓀	97
臺灣野生甘蔗重要農藝性狀之傳遞.....	項公傳	103
甘蔗突變育種之概況與檢討.....	羅傳成	109
育成適於機械收穫的甘蔗品種.....	湯冠雄	116
臺灣亞麻之育種.....	屈先澤	119
臺灣西瓜育種成果.....	郁宗雄	123
西德荷蘭瑞典農作物品種之改良.....	畢中本	132

因子型和環境的交感效應與作物產量的育種

戴 喬 治*

一、前 言

作物產量的形成是一個頭緒紛紜的過程。作物本身經歷了發芽、生長、開花與結實。在這期間，不僅仰賴土壤的供應、日光的支持、晝夜的輪替與風雨的調節；更承受了病蟲侵害、天災摧殘及栽培管制。這些作物生長過程中所必需面臨的種種因素，可以籠統的稱作「環境」的效應。作物本身則憑藉其遺傳因子的結構對複雜的環境作適當的因應與利用而達成生長和生殖的目的。遺傳因子操縱控制着植物體內無數的生物化學反應，使植物體成長與成熟而形成最後的產品。這無數的生化反應也可總名之曰「因子型」的效應。

大部份的環境因素都隨時空作規律或不規律性的變遷。這種變遷不僅使作物生長可資使用的資源產生了質與量的變異，同時也使不同因子型間對資源應用的效率產生顯著的差別。優良的因子型不僅儘量利用資源，並且善予調配，因此能在各種環境下維持穩定而豐富的產量。劣等的因子型則不然，有的不能儘用資源，於是產量永遠不高。有的則不善支配，於是產量往往依環境的不同作大幅度變動。因子型對變遷的環境因素的適應與利用，可說是各有高低，大有不同。這種現象，就是所謂因子型和環境的「交感效應」。

在遺傳與育種的研究上，作物的產量是被視作一種量的性狀。產量的遺傳是受着微效基因 (polygene) 支配。從作物生理的觀點論，則產量是一連串生長發育過程的最終結果。如此將產量視作一種性狀，將產量的遺傳機構視作一種單純的遺傳因子系統，是否十分妥當，遂有值得商榷之處。在 1960 年左右這一段期間，植物遺傳與育種研究者曾一度爭辯對產量的遺傳研究應着重生產量本身，還是轉向分析產量的構成因素 (Yield components) (見 Grafius, 1959; Moll *et al*, 1962; Williams, 1959; Williams

and Gilbert, 1960; Hayman, 1960)。這種爭議迄今並無一致的結論出現。無數的遺傳與育種試驗，均報導有關因子型與某些環境因素如土壤肥力、地域、年度、栽培法等產量上所顯示的交感效應。但却往往不能解釋產生交感效應的基本原因。另一方面，作物生理學者提出一系列的生理性狀，建議應用這些性狀作為產量育種的準繩。在目前，對生理性狀施行育種却困難種種；例如測量不易，對其遺傳行為的不了解，及其與產量的關係不清楚等等。同時就一、二生理性狀育種也不免有見木不見林的缺點。

最近十年中，關於產量的遺傳與育種研究，有不少新觀念與方法。Wallace 等 (1972) 曾報導作物產量的生理遺傳研究與進展。Freeman (1973) 及邱 (1972) 均曾綜合報導對因子型與環境交感效應的新理論與統計分析法，及產量穩定性及適應性的觀念，定義及測量。Grafius 及其同事 (Grafius 1969; Thomas, Grafius and Hahn, 1971 a,b,c; Grafius and Thomas, 1971) 則從產量構成因素的相承發展 (Sequential development) 的觀念重新分析與解釋產量的形成。本文主要目的在介紹另一種對產量構成的觀點與分析法。其主要的依據，一是 Grafius 等的產量構成因素的相承發展的觀念，二是統計遺傳學者 (見 Freeman, 1973) 的倡議，使用多變數分析法 (multivariate analysis) 對因子型和環境的交感效應作解析研究。

二、環境資源與作物產量構成因素的相承發展

環境資源 (Environmental resources) 在此泛指作物成長發育時所仰賴於環境的一切因素。據此作物行代謝作用時所求於周圍環境的水分、營養、光線、溫度、碳水化合物、CO₂ 等等皆可視為資源。環境資源對作物生長的供應不是恆定的。許多種資源能隨時 (季節) 空 (地域) 發生變遷。而各種資源對

* Research Station, Canada Department of Agriculture, P. O. Box 280 Fredericton, N. B. E3B 427, Canada

作物的影響亦不僅在其數量是否充裕，尚視其互相配合及能否適時供給。

就作物而言，其發育雖是由於連續整體的代謝 (metabolic) 行為，但也有一定的相承次序。大致說是發芽、根莖葉的形成、生殖及貯藏器官 (種子、塊根、塊莖等) 的發生與成熟。其後一器官的發生往往是前一器官的末期，而呈現一種相承的發展。這種現象不僅令作物在發育成長的各期對環境資源有了不同的需求。同時使資源供應與作物生長之間形成一種複雜微妙的關係。大體上說，如在作物生長早期某種或某些資源供應失調，可引起作物進行一連串發育上的更動以資適應，其影響深遠。但作物往往有較多調整與彌補的餘地。而發生在生長後期的資源問題則僅使作物後期發育的器官蒙受影響，但作物却無力對之作十分有彈性的因應。

鑑別特殊的環境資源問題，及觀測作物隨其供應情況而產生的發育成長的調節，殊非易事。但就產量而言，產量構成因素，如禾穀類的每單位面積穗數，一穗種子數及種子平均重量，是在作物生長期間次第發育成長的。這些性狀雖是屬於形態的 (morphological characteristics)，却是產量形成各階段代謝過程的總結。因此將諸產量構成因素的資料，在相承發展的觀點下，運用多變數分析法作整體的研究，應可獲得一些有關在生長期間環境資源供應及諸因子型對其運用之效力的知識。

三、統計分析法

本節介紹一種對產量的統計分析法。其基本假設 (hypothesis) 有二：(一) 產量構成因素是相承發展的。例如禾穀類的產量構成，是在發育成長的過程中先決定穗數 (X)，繼以一穗種子數 (Y)，而最後肯定種子的大小 (Z)。產量 (W) 是此三因素的乘積，即 $W = XYZ$ ；(二) 環境資源可隨三種產量構成因素劃分為三個獨立部份 (R_1 , R_2 , 及 R_3)，每一部份分別支持一種產量構成因素的發育成長。據此可得一產量形成的因果關係圖如圖一。

圖中第一性狀 (X) 的發育全為第一部份的資源供應 (R_1) 所管制。第二性狀 (Y) 的發育則不僅為第二部份資源的供應 (R_2) 所管轄，同時又受制於第一性狀的發育程度。第三性狀 (Z) 的發育則有下列各控制因素：(1) 可使用的資源， R_3 ；(2) 因第一性狀的發育程度所加諸的直接及間接 (透過第二性狀) 的限制；及(3) 因第二性狀的發育程度所加諸的限制。產

量是三種構成因素發育成果的結果，因此與資源無直接關係。

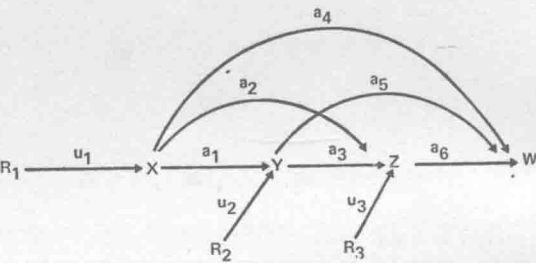


圖 1. 產量形成的因果關係。(大寫字母為資源 (R_1 , R_2 及 R_3)，產量構成因素 (X, Y 及 Z) 和產量 (W)。小寫字母為路徑係數)。

今設水稻的一因子型在一組環境中種植。在收穫後將在各環境中的單位面積穗數 (X)，一穗種子數 (Y)，平均種子重 (Z) 及產量 (W) 予以記錄。據此可得六個相關係數，即產量與三構成因素間的相關 (ρ_{WX} , ρ_{WY} , ρ_{WZ}) 及構成因素間相互的相關 (ρ_{XY} , ρ_{XZ} , ρ_{YZ})。

應用 Wright 氏的路徑分析法 (Wright, 1921, 1934; Li 載, 1959)。令 $a_1, \dots, a_6$ 為 X, Y, Z 及 W 間的路徑係數 (見圖一)。這些路徑係數與前述六相關係數間的關係為：

$$\left. \begin{aligned} \rho_{XY} &= a_1 \\ \rho_{XZ} &= a_2 + a_1 a_3 \\ \rho_{YZ} &= a_3 + a_1 a_2 \\ \rho_{XW} &= a_4 + a_1 a_5 + a_2 a_6 + a_1 a_3 a_6 \\ \rho_{YW} &= a_5 + a_1 a_4 + a_3 a_6 + a_1 a_2 a_6 \\ \rho_{ZW} &= a_6 + a_2 a_4 + a_3 a_5 + a_1 a_3 a_4 + a_1 a_2 a_5 \end{aligned} \right\} \dots (1)$$

令：

$$\rho' = \{ \rho_{XY} \quad \rho_{XZ} \quad \rho_{YZ} \quad \rho_{XW} \quad \rho_{YW} \quad \rho_{ZW} \}$$
$$A' = \{ a_1 \quad a_2 \quad a_3 \quad a_4 \quad a_5 \quad a_6 \}$$
$$\Delta = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \rho_{XY} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \rho_{XY} & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & \rho_{XY} & \rho_{XZ} \\ 0 & 0 & 0 & \rho_{XY} & 1 & \rho_{YZ} \\ 0 & 0 & 0 & \rho_{XZ} & \rho_{YZ} & 1 \end{pmatrix}$$

各路徑係數值可解得如下：

$$A = \Delta^{-1} \rho \dots \dots \dots (2)$$

又令 μ_1 , μ_2 及 μ_3 分別為 R_1 , R_2 及 R_3 至 X, Y 及 Z 的路徑係數，則：

$$\left. \begin{aligned} \mu_1 &= \pm 1 \\ \mu_2 &= \pm (1 - a_1^2)^{\frac{1}{2}} \\ \mu_3 &= \pm (1 - a_2^2 - a_3 \rho_{YZ})^{\frac{1}{2}} \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots (3)$$

μ_1 μ_2 及 μ_3 可為正或負的值，視如何定義進口一單位資源對作物的生長意義而定。在本文中該三值皆定為正值。

今設 ν_1' , ν_2' 及 ν_3' 為三種資源對產量的路徑係數，則

$$\left. \begin{aligned} \nu_1' &= \mu_1(a_4 + a_2a_6 + a_1a_5 + a_1a_3a_6) = \rho_{xw} \\ \nu_2' &= \mu_2(a_5 + a_3a_6) \\ \nu_3' &= \mu_3a_6 \end{aligned} \right\} (4)$$

今用 r_1 r_2 及 r_3 表三種資源的標準化值 (standardized variates, 即以標準偏差為單位的值)， w 為產量的標準化值，則：

$$w_j = \nu_1' r_{1j} + \nu_2' r_{2j} + \nu_3' r_{3j} + e'_j \dots\dots\dots (5)$$

式中 j 指環境編號， e'_j 為標準化機差變值。

將上列關係推衍至 m 個因子型和 n 個環境，則：

$$\begin{aligned} w_{ij} &= \nu_{1i}' r_{1j} + \nu_{2i}' r_{2j} + \nu_{3i}' r_{3j} + e'_{ij} \\ i &= 1, 2, \dots, m; \quad j = 1, 2, \dots, n \end{aligned}$$

令 μ_{w1} 及 σ_{w1} 為第 i 因子型的羣體平均及標準偏差，上式可重寫為：

$$W_{ij} = \mu_{w1} + v_{1i} r_{1j} + v_{2i} r_{2j} + v_{3i} r_{3j} + e_{ij} \dots\dots (6)$$

式中 $v_{ki} = \nu_{ki}' \sigma_{w1}$, $K=1, 2, 3$ 。

上式實為對產量的新數學模式。按將 m 個因子型種於 n 個環境，習用的數學模型為：

$$W_{ij} = \mu + g_i + l_j + (gl)_{ij} + e_{ij} \dots\dots\dots (7)$$

式中 μ 為羣體平均值， g_i 為第 i 因子型效應值， l_j 為第 j 環境效應值， $(gl)_{ij}$ 則為第 i 因子型與第 j 環境的交感效應值。將上式與前獲得的新模式相較，可知

$$\mu + g_i = \mu_{w1}$$

$$l_j + (gl)_{ij} = v_{1i} r_{1j} + v_{2i} r_{2j} + v_{3i} r_{3j}$$

故新模式的主要目的，是將環境及因子型一環境交感效應合併，而重新劃分為三個相乘項。每一相乘項由一因子型效應 (v_1 , v_2 及 v_3) 及一環境效應 (r_1 , r_2 及 r_3) 組成。從統計觀點上解釋，則 r_1 , r_2 及 r_3 是自變數 (independent variable)，而以標準偏差為單位者。 v_1 , v_2 及 v_3 則為相應的迴歸係數 (regression coefficients)。此三係數指示一因子型在產量形成的三階段中對變動的環境資源的使用效率。

本節所提議的新模式實可視為將產量的因子型與環境的交感作用，根據產量構成因素的相承發展觀念，作另一角度的觀察與分析。從一因子型的 v_1 , v_2 及 v_3 值的大小，可判斷其發育各階段中對資源的使用效率。而 r_1 , r_2 及 r_3 的變異與變域也有助於了解環境資源對作物生長的供應情況。從這種分析所得的認識，無疑的有補於對產量的育種工作。因為據此吾人可進一步審查在產量形成各階段中，各因子型的優劣。

在實際使用上，對 m 個因子型在 n 個環境中所得資料，應作下列程序的統計分析，以估算交感效應中的因子型值 (v_{1i} , v_{2i} , v_{3i} , $i=1, 2, \dots, m$) 與環境值 (r_{1j} , r_{2j} , r_{3j} , $j=1, 2, \dots, n$)。

(a) 根據第 i 因子型的產量及產量構成因素資料，估算六個相關係數，產量平均值及標準機差 (Standard error)。

(b) 將六個相關係數估值代入(1)式，並據(2)式以解得第 i 因子型的 a_1 , $\dots$, a_6 路徑係數值。

(c) 再利用(3)及(4)式解得 ν_{1i}' , ν_{2i}' 及 ν_{3i}' ；此三值乘以產量標準機差即為第 i 因子型的交感效應因子型值，即 v_{1i} , v_{2i} 及 v_{3i} 。

(d) 將 m 組因子型值及產量平均值均代入(6)式，共得 mn 個方程式，再據此以最小二乘法 (least square method) 估得 n 個環境的交感效應環境值，即 r_{1j} , r_{2j} , r_{3j} ($j=1, 2, \dots, n$)。按產量觀測值共有 mn 個，而待估值有 $3n$ 個，故祇有 $mn > 3n$ 時，始可對交感效應環境值施行估算。

四、實 例

表一為據 7 個馬鈴薯品種在 15 個環境中種植所得產量及產量構成因素 (單位面積莖數，每莖塊莖數及平均塊莖重) 資料而求得的相關係數。將每一品種的六個相關係數及其在 15 個環境中的平均產量及產量標準機差代入上節所述各式中，即可求得該品種的 v_1 , v_2 及 v_3 值。此一結果列於表二。按 7 個品種在 15 個環境中種植共有 105 個產量觀測值。待估的交感效應環境值 (r_{1j} , r_{2j} , r_{3j} , $j=1, 2, \dots, 15$) 計為 45 個。因此將表二的結果代入相應的產量觀測值，然後使用最小二乘法，可估得諸環境值。此一結果列於表三。

將品種 i 的平均值 ($\bar{x}_{w1}$) 及交感效應因子型值 (v_{1i} , v_{2i} , v_{3i}) 與環境 j 的交感效應環境值 (r_{1j} , r_{2j} , r_{3j}) 據 $\bar{x}_{w1} + v_{1i} r_{1j} + v_{2i} r_{2j} + v_{3i} r_{3j}$ 的關係相加，可

表 1. 7 個馬鈴薯品種在 15 個環境種植所得產量與產量構成因素間的相關係數

	Avon	Fundy	Hunter	Katahdin	Kennebec	N. Gem	Sable
產量與單位面積莖數	-.18	.46	.31	-.30	.44	.23	-.02
產量與每莖塊莖數	.49	-.29	.47	.59*	.38	.11	.41
產量與平均塊莖重	.25	.77**	.42	.56*	.35	.58*	.24
單位面積莖數與每莖塊莖數	.15	-.81**	.21	-.46	.02	-.64**	-.66**
單位面積莖數與平均塊莖重	.71**	.65**	-.52*	-.46	-.17	-.32	-.56*
每莖塊莖數與平均塊莖重	-.56*	-.70**	-.32	-.09	-.54*	-.04	-.01

* 在 5%顯著水準下，相關不等於 0。

** 在 1%顯著水準下，相關不等於 0。

表 2. 7 個馬鈴薯品種在 15 個環境中的平均產量 ($\bar{x}_w$)，產量標準機差 (S_w)
及交感效應之因子型值 ($\hat{v}_1, \hat{v}_2, \hat{v}_3$)

品 種	$\bar{x}_w$	S_w	因 子 型 值		
			$\hat{v}_1$	$\hat{v}_2$	$\hat{v}_3$
Avon	7.09	1.05	-.18	-.47	.69
Fundy	8.32	2.17	1.03	.32	1.67
Hunter	6.38	1.49	.51	.69	1.34
Katahdin	6.50	1.08	-.63	1.06	1.50
Kennebec	8.26	1.48	1.11	.95	1.94
Netted Gem	5.50	1.36	.33	.48	1.24
Sable	7.76	.99	-.03	.70	1.01

(註) 產量的計算單位為 kg/2.25m²。

表 3. 環境平均產量及交感效應之環境值

環境號	平均產量	環 境 值		
		$\hat{r}_1$	$\hat{r}_2$	$\hat{r}_3$
1	6.07	.10	2.31	-1.77
2	7.98	-.09	1.05	.16
3	7.70	-.97	.37	.46
4	7.27	1.32	-.98	.32
5	8.17	-1.16	.17	.90
6	10.60	-1.04	1.35	2.28
7	6.28	-2.16	.21	-.30
8	6.08	-.03	-.33	-.65
9	6.47	1.19	-1.80	-.06
10	7.14	1.89	.09	-.43
11	6.80	.72	-.30	-.34
12	7.08	-.34	.15	-.02
13	5.96	.50	-.81	-.68
14	6.59	-.93	-.03	-.24
15	6.50	1.89	-.45	-.73

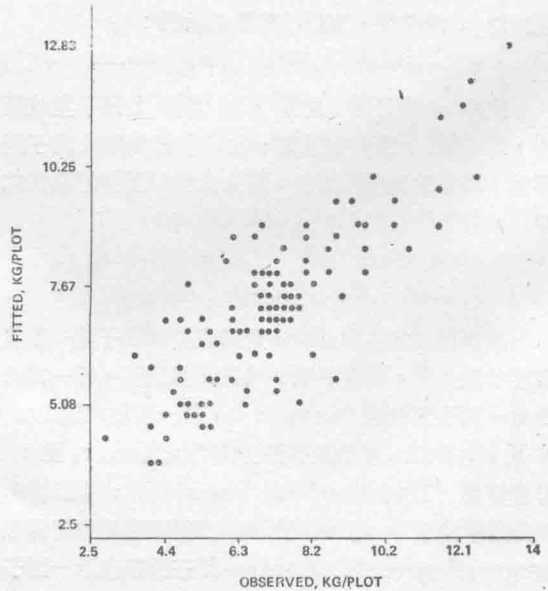


圖 2. 示產量觀測值 (observed values) 與推算值 (fitted values) 間的關係

求得品種 i 在環境 j 的推算值 (fitted value)。圖二表出 105 對觀測值與推算值的關係。此二者間的相關係數為 0.77。因此本文所建議的分析法對馬鈴薯資料頗具相當的代表性。

表二的結果顯示，馬鈴薯品種間在生育各階段中對環境資源的使用效率頗有差別。而表三的結果則顯示各環境對馬鈴薯生育各階段中的資源供應也甚有變動。根據該二表的結果，吾人可進一步推論一個高產而穩定的品種所應具備的生長條件。限於篇幅，此一論題不擬在本文中作詳細的探討。

五、討 論

關於因子型與環境的交感效應分析，目前一般的主張是應用多變數分析法中的主成份分析法 (principal component analysis, 見鄔, 1972; 及 Freeman, 1973)。本文所介紹的分析法與主成份分析法的相同處為將因子型與環境交感效應分解為獨立的成份 (components)，然後再加以詮釋。但將交感效應分離為獨立成份的手段則互異。主成份分析法要求各主成份按序抽出時能盡量吸收羣體的變異性。如此第一主成份往往佔取羣體最大比例的變異性，第二主成份次之，而後類推。此種考慮與劃分的手段是統計上的而非作物生理上的。本文所提議的方法，產量交感效應的再劃分為三個獨立相乘項是基於產量構成因素的相承發展關係。本法實是一種因素分析法 (factor analysis)。其三因素的肯定是憑藉作物發育生理上的知識。

本文所介紹的分析法借重 Grafius 氏等的產量構成因素相承發展的觀念。但 Grafius 氏等從此觀念出發而形成的種種有關產量構成的理論與統計分析

法，與本文所論者不盡相同。為節省篇幅，不擬作詳細的比較。

本文所提議的方法顯然祇適用於產量的分析。又藉其所估得的交感效應因子型值與環境值，能否真實的描述各因子型在各環境中所呈現的反應，端視其對諸觀測值間變異性的代表程度而定。

引 用 文 獻

1. 鄔宏番 (1972) 科學農業第 20 卷: 108-136.
2. 戴喬治 (1959) 科學農業第六、七卷: 184-191.
3. Freeman, G.H. (1973) *Heredity*, 31:339-354.
4. Grafius, J.G. (1959) *Agron. Jour.* 51:551-554.
5. Grafius, J.G. (1969) *Barley Genetics II*. Wash. State Univ. Press. pp. 346-355.
6. Grafius, J.G. & R.L. Thomas. (1971) *Heredity* 27:433-442.
7. Hayman, B.I. (1960) *Heredity* 15:324-327.
8. Li, C.C. (1956) *Biometrics* 12: 190-210.
9. Mcil, R.H., K. Kojima, & H.F. Robinson. (1962) *Crop Sci.* 2:78-79.
10. Thomas, R.L., J.E. Grafius, & S. K. Hahn. (1971) *Heredity*. 26:189-193.
11. Thomas, R.L., J.E. Grafius, & S. K. Hahn. (1971) *Heredity* 26: 177-188.
12. Thomas, R.L., J.E. Grafius, & S.K. Hahn. (1971) *Heredity* 27: 423-432.
13. Wallace, D.H., J.L. Ozbum, & H.M. Munger. (1972) *Advances in Agronomy*. Vol. 24: 97-146.
14. Williams, W. (1959) *Nature* 184: 527.
15. Williams, W. & N. Gilbert. (1960) *Heredity* 14:133-149.
16. Wright, S. (1921) *J. Agr. Res.* 20:557-585.
17. Wright, S. (1934) *Ann. Math. Stat.* 5:161-215.

作物產量選種之準則

葉 添 來*

一、前言

改良作物之遺傳性或生育環境，均能提高作物之產量。本文所涉及者，僅是如何利用育種方法，改善其遺傳性而育成高產量之品種。

產量育種之方法很多，在育種過程中以何種作物性狀作為選種準則 (selection criterion) 各育種學家所用的，不盡相同，但殊途同歸；均是希望選出高產量之品系。作物之性狀很多，以何種性狀作為選種準則，才會較有效，乃是育種工作者欲想知道的。產量育種之準則，有的是直接以產量為主；有的是以構成產量之組成份，如分蘗數，每穗粒數或每粒重量作為選種準則，希望改良這些基本產量組成份而使產量提高；近年來，更有人倡議以植物型 (plant type) 作為產量之選種準則，因為好的植物型可使葉片及其他光合作用器官，能更有效的利用陽光，進行光合作用，製造更多碳水化合物貯存在穀穗中而增加產量。

以上所言之產量選種準則，孰優孰劣，各學者見智見仁；在作物育種文獻中亦難尋獲這類之比較研究試驗，以有系統及科學方法之分析而斷定何種準則為最優者，目前所有之建議及論調，只憑本身之育種經驗和觀察。本文是綜合過去之一些選種準則之報告，以供作物育種工作者作為參考。

二、產量選種

作物產量育種，以產量作為選種準則，這是很合邏輯之想法。以自交之禾穀類作物而言，如在分離代中選取高產量之植株或行系，一直到每行系不再分離時為止，才做產量比較試驗，而後區域試驗，經過二、三年之產量比較試驗，表現好之品系，才推廣栽培，成為新品種。

這種育種方法成功與否，胥視所用之親本遺傳差異多寡，選種壓力及產量遺傳率之大小而定。親本之選擇和選種壓力，育種工作者可在擬定育種計劃時決定，至於產量之遺傳率則不易為之。一般來說，產量

很易受到環境因子干擾，其遺傳率不高。此外，如果是在 F_2 代選種，植物表現型 (phenotype) 除環境因子擾亂外，還可能含有 F_1 代殘餘下來之雜交優勢。由於雜交優勢因自交而逐漸消失，如在 F_2 代將產量高之植株留下，極可能會徒勞無功，因為這些高產量之植株，可能會因雜交優勢及好的生育環境所促成的，並非是好的基因型 (genotype)。

Knott 在 F_2 代之小麥雜交中，以植株產量之高低作為選種準則，在其未發表之資料中顯示： F_2 代高產量之植株，未必有高產量之 F_3 代，同理，在低產量之 F_2 代中，也未必沒有高產量之 F_3 代。以他的研究結果， F_2 與 F_3 兩代之相關係數為 0.046，可知在 F_2 代作產量選種是無效的。McNeal (1960)⁽²⁴⁾ 以迴歸方法求得 F_2 , F_3 代之產量遺傳率為 0.11。Hamblin 和 Donald (1974)⁽¹⁸⁾ 將 F_3 代種在高肥區與低肥區，然後在這些試區選種，將選種之植株增殖，在 F_5 代，將每一種環境中所選到之植株再種到高肥與低肥區，彼等所得之結果為無論高肥或低肥區， F_3 與 F_5 代之產量是沒有關係的。從這些研究報告中，可知在早期選種，以產量為選種準則是無效的。

三、產量組成分選種

以禾穀類作物而言，穀產量之基本組成成分是分蘗數，每穗粒數和每粒重量。因此產量可以假設為一立體物，立體物之任何一邊加大或減小，都會影響體積之大小。所以一些育種學家以為以產量組成分作為選種準則，會比產量較有效，因為這些性狀之遺傳性會比較簡單。

Okoli (1969)⁽²⁷⁾ 研究 28 個 F_1 大麥雜交，認為最高產量之雜交是由於產量之三基本組成份有最適當之組合。Grafius 和 Okoli (1974)⁽¹⁷⁾ 認為三基本組成份是構成 72% 所有此 28 個 F_1 雜交之全部產量變異量。

* T. C. Yap, Faculty of Agriculture, University of Malaya, Kuala Lumpur, Malaysia

有關這方面之選種工作，能否間接的提高作物之產量，正反之報告均有。Nickell和Grafius (1969)⁽²⁶⁾ 在研究大麥產量組成份與穀產量之關係時，認為增加每株分蘗數並不一定能增加產量。Rasmusson和Cannell (1970)⁽²⁹⁾以每株穗數作為選種準則，認為選穗數與選產量一樣，不一定有遺傳增進 (genetic advance)，因為有效分蘗數之遺傳力也是很低的。如以每粒重量作為選種準則，在兩個大麥族羣中，只有其中一個，達到增產之目的。如以每穗粒數作為選種準則，則其產量反而降低。以上這些報告，顯示這方面之選種準則，並不樂觀，不過 Frey 和Huang (1969)⁽¹³⁾在燕麥方面，只選中等粒重，竟能把原來之產量提高 9%。Johnson (1967)⁽²¹⁾認為選種時，如考慮產量之組成份，可以增加育種之功效。Talu-kdar (1970)⁽³⁵⁾ 利用回交法，成功的將穗粒大之性狀從小麥品種轉移到穗粒小之品種中而使產量增加。

總之，從這些研究中可知；如以產量之組成份作為產量育種之準則，並不如想像的那麼容易。一來這些組成份，和產量一樣，受到環境之影響也很大 (Matsushima, 1966, McNeal, 1960)^(32,34)；二來這些產量組成份，彼此間有一定之平衡關係，提高某一成分時，便會致使別的成分降低 (Grafius, 1956, 1965)^(15,15)。因此 Grafius 和 Kiesling (1958)⁽¹⁶⁾ 曾建議如要以產量組成份作為產量育種之準則，必須先在某一預定之環境中，利用向量分析 (vector analysis) 以求出產量組成份之最適合組合，觀察基因型與環境之交感，而後導出一種最適於各環境栽培之理想品種。當這種品種型確定後，育種工作便可向此預定之目標進行。然而，這種選種步驟過於繁雜。施行起來，諸多困難。

四、生理形態性狀選種

近年來，少數作物改良學家認為產量是作物整個生育過程中最後之產物，產量之高低，在整個生育過程中受到環境之影響很大。所以要育成高產量之品種，首先應該了解促成高產量之原因，而後擬定適合之選種準則，這才是正確之產量育種方法。

利用作物生理學研究所獲得的知識，知道植物經過光合作用，產生大量之碳水化合物，除一部份供作呼吸作用消耗外，其餘的便留在植物體內。以禾穀類作物而言，吾等希望除小部份供作生育用外，大部份之化合物能轉移到種子中去；這類作物，我們是希望

穀：稈比愈高愈好，因為這指示穀產量愈高。在水稻方面，對 N 肥反應好產量高之品種，穀：稈比均較對 N 肥反應差產量低之品種高 (Chandler, 1969)⁽⁴⁾。如此，穀：稈比可以作為產量選種之準則，筆者還未見到有關此方面之育種報告，其遺傳性質如何及在選種上能否輕易的改良之，不得而知，不過一般來說，要提高穀：稈比，相信較有效之方法是減短稈長。目前許多破記錄之高產量作物品種，其高度都不大，穀：稈比也很高 (Frey, 1971)⁽¹²⁾。可知育種工作者，已不知不覺中往這個方向進行選拔。

根據作物生理學家之研究，知葉面積指數 (leaf area index) 和葉面積之活期間 (leaf area duration) 與產量之關係很大 (Watson, 1952, 1956, Thorne 1966)^(33,40,41)，在禾穀類作物中，近年來，知悉碳水化合物堆集在穀粒中，始於受粉後，而且穀產量之高低與作物上部關係很大 (Asana 和 Mani, 1950; Watson 等 1958; Stoy, 1963; Thorne, 1966, Rawson 和 Hofstra, 1969)^(3,32,33,38,42)。Simpson (1968)⁽³²⁾ 調查 1:0 個小麥品種，發覺穀產量與劍葉節以上之青面積有很大之正相關；Yap 和 Harvey (1972)⁽⁴³⁾ 於大麥亦獲得類似之結論。在 7×7 全互交 (diallel cross) 之雜交中，兩年所得之結果均顯示高產量者，不論在穗面積，穗柄面積或劍葉面積都比低產量者大。以盆栽方法，Yap 等 (1973)⁽⁴⁵⁾ 比較六個水稻品種，發覺高產者在開花時有最大之青葉面積，而且葉面積之老化枯死之速率比低產量慢。

由這些研究結果，可知如要提高禾穀類作物之產量，首先要有大而有效之光合作用器官進行光合作用，而後將合成物轉運到穀穗中，（在此，假設穀穗不是限制因子），在作物進行光合作用之器官中，以作物上半部之葉面積為主，許多作物學家因此多方考慮，怎樣可使葉面積能更有效的利用陽光進行光合作用。葉子之排列大小及其角度，常是被研究的對象。熱帶原有之水稻品種，葉片低垂，植株高大，對施肥反應差，易引起倒伏，這些品種產量很低；相反的，經改良之水稻品種，葉片挺直，植株不高，對肥料施用反應良好，這類型之品種，產量很高 (Jennings, 1964)⁽²⁰⁾。若干人深信葉挺直，角度小之植物型，光合作用之器官不會彼此遮蔽而減少曝光之機會。葉角度及形態，對產量之影響情形和作物生育之環境有關。例如 Matsushima 等 (1964)⁽²³⁾ 之研究。彼等將一葉片挺直型之水稻品種之葉端，繫着一片厚紙，

改變其原有之形態，使葉片低垂。觀察葉角度在密植與疏植之環境中對產量之影響。根據他們之研究結果，在疏植之生育環境中，葉角度之改變並不影響產量，可是在密植區中，低垂葉片處理之試區，產量比對照區減少了 35%。Pendleton 等 (1968)⁽²⁸⁾，在玉米作物中，也認為挺直之葉片比低垂葉片之植株型，產量較高。

Tanner 等 (1966)⁽³¹⁾ 將 300 個小麥，大麥及燕麥品種，分成高產與低產者兩類，他們認為挺直，角度小之葉片形態是高產型，葉片長而低垂者是低產型，以這些性狀作為選種準則，他們在 300 個品種中有 288 個品種竟能準確的分離出來。因此他們認為在禾穀類作物中產量育種，葉片性狀是個很有價值的選種準則。

真正利用生理形態性狀作為產量選種之準則報告雖不多，但這種注重本源 (source) 之改良，倒是一種新觀念，過去之育種工作，多偏重在貯槽 (sink) 如產量本身或其組成份之改良。

五、討論與結論

上面所引用之文獻，僅限於禾穀類作物而已。一些結論，對禾穀類育種工作者較有用處。在育種工作中，面臨最大的問題就是要在千千萬萬棵植株中，選出高產之基因型。在進行選種時，決定取捨一定要有快速而有效之方法，否則育種工作便難於進行。在建立選種準則時，一定要顧慮到此點。

以產量作為選種準則，其測量方法，不算繁雜，但是因其遺傳率低，要獲得好的遺傳增進，並不容易，不過如果早期選種時，[不斤斤計較各單株之產量，多注重遺傳率高的性狀如抗病蟲害，抗倒伏，開花期等性狀選拔，先固定別的農藝性狀，而有關產量選拔留到 F₆ 代才進行這也許會較有效，因為此時大部份之植株已是同型結合體，可採用系統選拔 (line selection) 而不是單株選拔，這無形中可增加各選系產量之可靠性。

以目前選種觀念，爲了要提高穀：稈比，大部份育種學家認為較有潛能之高產量植株，應該是中等高度 (semi-dwarf)。如此觀之，在禾穀類作物育種，是以混合選種法來選種 (bulk population method)，而不用譜系法 (pedigree method)，如此早期沒有將各種型植株分離出來，我們不知，這些中等高度之植株會否因得不到充足之陽光而在早期便被淘汰掉。日本型和印度型水稻如混合在一起種，Sakai (1955)⁽³¹⁾ 認為印度型是好的競爭者，但若以產量

而論却不比日本型高。可是 Sunneson 和 Stevens (1953)⁽³⁴⁾ 却認為擁有好的農藝性狀，一般來說都是好的競爭者，Harlan 和 Martini (1938)⁽¹⁹⁾ 經過十二年之觀察，認為各品種之競爭力是因環境而變。Adair 和 Jone (1946)⁽⁴⁾，的研究結論亦是如此。不過他們補充說明：在早期所擁有之植株型，在後代仍是存在的，並不會因競爭而消失掉。這一類研究，只是依據別的農藝性狀所得之結論來推理，產量是否和別的農藝性狀一樣，不得而知。

總而言之，對產量之育種，不論用譜系法或是混合法，只要在早期分離代中多注意淘汰不良之植株，在後期才作產量選拔，要育成高產量之品種，不能說沒有希望的。過去許多產量高之作物品種都是用這些方法得來的 (Allard, 1960, Chandraratna, 1964)^(2,5)。

至於以產量之組成分着手，成功與失敗之報告均有。不過真正利用產量組成分作為選種準則並不多。這是因為產量之組成分和產量之關係並非永恒不變，彼此間之關係常隨環境而變，所以要實施起來，不很容易；此外，要取得產量之組成分資料，工作繁重。所以 Grafius 雖曾著文多方面提倡，但跟隨者並不多^(14,15,16)。

目前，產量育種之趨勢是向生理形態着手，但大部份之生理形態性狀，測量困難，不易實施，不過一些人認為這可間接的從作物型 (plant type) 着手，利用作物生理學所獲之知識，而導出一種理想型，稱之為「理想型」(ideotype)⁽⁸⁾，在選種過程中，以觀察方式，將符合理想型之植株或選系留下。Donald (1962, 1965, 1968, 1969) 曾著文多方面討論^(6,7,8,9)。理論上，這是很好之選種準則，可是要建立某一作物之理想型，並不是朝夕之間可以決定下來。此外，因氣候及栽培制度之不同，同一種作物品種，其理想型也可能不同。例如多雲氣候，挺直之葉片，在西北歐地區，對光合作用並沒有好處 (Monteith, 1969)⁽²⁵⁾，但在熱帶地區，挺直之葉片能吸收較多之陽光，因此產量較高 (Jennings, 1964)⁽²⁰⁾，另外又如 Matsushima 等之報告，在密植栽培之情況下，葉片角度小而挺直才好，但在疏植區則葉片角度大小並不影響產量⁽²⁶⁾。由此可知理想型，並不是永恒不變的。這無形中，增加在這方面育種之困難。

姑且不論決定理想型之困難，相信育種工作者很想知道這種植物型之育種方法，如改變葉面積，葉角度等，是否比別的農藝性狀更容易實施。有關此方面

之研究, Walton (1969)⁽³⁹⁾ 認為葉面積之變異, 主要是由累加性基因所控制, 所以改變葉面積是可以用育種方法達到的。Yap 和 Harvey(1972)⁽⁴⁴⁾ 認為劍葉節以上之光合作用器官, 如劍葉面積, 穗面積等性狀之遺傳率要比穀產量高。另外一些學者也證明, 只要一兩代之選拔, 便可改變作物之葉面積 (Edwards 和 Cooper, 1963; Edwards 1967)^(10,11)。

由這些研究報告, 可知只要確定高產型之作物形態, 便可用選拔之方法選出所需要之形態。附帶要說明的, 這種以作物形態作為產量選種準則, 是偏重本源之改良; 如果本源已是很理想, 而其貯槽太小, 不能容納所有轉運來之化合物, 那麼這種改良方法徒勞無功。以禾穀類而言, 貯槽是指穀產量之組成分為主。所以如要提高作物之產量, 首先要了解造成產量低之原因是本源, 或者是貯槽, 研究清楚了, 才擬定目標改良之。因此 Tanaka (1972)⁽³⁶⁾ 認為改良作物之產量, 好比爬彎彎曲曲之山徑, 第一個方向可能是朝着改良貯槽的路走。等到抵達某一點時, 再改變方向, 朝着改良本源之路走, 如此繼續不斷, 使作物產量逐漸提高, 一直到達最高峯為止。依據 Frey (1971) 之看法, 目前所有之作物產量還沒有達到最高峯, 可是育種方向應該是往本源着手呢抑或是向貯槽着手? 這就得觀察抑制產量之因子是屬於那一類, 然後對症下藥。因此目前之育種工作, 應該是聚集各種科學人才, 通力合作, 決定有效之選種準則及改良之方向。然後往一定之目標進行選種, 以期育成高產量之品種, 造福人羣。

引用文獻

1. Adair, C.R. & J.W. Jones. 1964. J. Amer. Soc. Agron. 38: 708-716.
2. Allard R. W. 1960. Principles of Plant Breeding. (John Wiley & Sons)
3. Asana R.D. & V.S. Mani. 1950. Physiologica Plant. 3:22-39.
4. Chandler R.F. Jr. 1969. In "Physiological Aspects of Crop Yield" (ASA and CSSA)
5. Chandraratna M.F. 1964. Longmans, (Green and Co).
6. Donald C.M. 1962. J. Australian Inst. Agric. Sci. 28:171-178.
7. Donald C.M. 1965. Australian of J. Sci. 27: 187-198.
8. Donald C. M. 1968. Euphytica 17: 385-403.
9. Donald C. M. 1969. Proc. 3rd Int. Wheat Gen. Symp. Canberra, Australian Acad. Sci. Canberra P. 377-387.
10. Edwards J.K.R. 1967. Genet. Res. Camb. 9: 247-257.
11. Edwards J. K.R. & J.P. Cooper. 1963. Heredity 18

- 307-317.
12. Frey K.J. 1971. ASA special publication No. 20, P. 15-58.
13. Frey K.J. & T.F. Huang. 1969. Euphytica 18:417-425.
14. Grafius J.E. 1956. Agron. J. 48: 419-422.
15. Grafius J.E. 1965. Res. Bull. No. 7. Michigan State Univ.,
16. Grafius J.E. & R.L. Kiesling. 1958. Agron. J. 50:757-760.
17. Grafius J.E. & L.B. Okoli. 1974. Crop Sci. 14: 353-355
18. Hamblin J. & C.M. Donald. 1974. Euphytica 23: 535-542.
19. Harlan H.V. & M.L. Martini. 1938. J. Agric. Res. 57: 189-199.
20. Jennings P.R. 1964. Crop Sci. 4:13-15.
21. Johnson G.R. Crop Sci. 7: 257-259.
22. Matsushima S. 1966. Crop science in rice. (Fuji publishing).
23. Matsushima S., T. Tanaka & H. Hoshino. 1964. Crop. Sci. Soc. Japan 33: 44-48.
24. McNeal F.H. 1960. Agron. J. 52: 348-349.
25. Monteith J. L. 1969. In "Physiological Aspects of Crop Yield" (ASA CSSA) 89-111.
26. Nickell C.D. & J.E. Grafius. 1969. Crop Sci, 9:447-451.
27. Okoli L.B. 1969. Ph. D. Thesis, (Michigan State Univ.)
28. Pendleton J.W. G.E. Smith, S.R. Winter & T.J. Johnson. 1968. Agron J. 60:422-424.
29. Rasmusson D.C. & R.Q. Cannell. 1970. Crop Sci. 10:51-54.
30. Rawson H.M. & G. Hofstra. 1969. Australian J. Biol. Sci. 22: 321-331.
31. Sakai K. 1955. Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology 22: 137-157.
32. Simpson G.M. 1968. Can. J. Plant Sci. 48:253-260.
33. Stoy V. 1963. Physiologica Plant. 16: 851-856.
34. Sunneson C. A. & H. Stevens. 1953. U.S. Dept. Agric Tech. Bull. No. 1067. 14 pp.
35. Talukdar B.S. 1970. Ph. D. Thesis, Crop Sci. Dept., Univ. of Sask.,
36. Tanaka A. 1972. ASPAC Tech. Bull. No. 6, Food & Fertilizer Tech. Centre. Taipei, Taiwan. China.
37. Tanner J.W. C.J. Gardener, N.C. Stoskopf & E. Reinbergs. 1966. Can. J. Plant Sci. 46:690.
38. Thorne G.N. 1966. In "The growth of cereals and grass" (Butterworths Co.)
39. Walton P.D. 1969. Can. J. Plant Sci. 49:587-596.
40. Watson J.D. 1952. Adv. Agron. 4: 101-145.
41. Watson, J.D. 1956. In "The growth of leaves" (Butterworths) P. 178-191.
42. Watson D.J., G.N. Thorne & S.A. W. French. 1958. Ann. Bot. 22: 321-352.
43. YAP T.C. & B.L. Harvey. 1972a. Can. J. Plant Sci. 52: 241-246.
44. YAP T.C. & B.L. Harvey. 1972b. Crop Sci. 12:283-286.
45. YAP T.C., S.S. Lai & C.T. Poh. 1973. Mal. Agric. Res. 2: 9-14.

取樣大小與親本檢定

吳 果 高*

一、前 言

優良品種之育成有賴適當雜交親本之選定。選擇雜交親本，可根據作物本身之性狀表現或根據其後裔羣體之性狀總表現。本文所提之後裔羣以分離世代為準，因此後裔羣內皆含相當數量之變異。數量性狀之變異一向為育種家及數量遺傳家所重視，因為變異的多少直接與品種改良的可能性有關。本文所提之變異以外表型變異為準，此變異尚包含遺傳變異及環境變異在內。變異成分之劃分非本文討論範圍。但假定各後裔羣內所受環境變異之影響相似，因此變異多的後裔羣即表示羣內所含遺傳變異的成分亦多。以後裔羣所含變異之多寡及性狀之平均表現來決選適當雜交親本的方法，本文稱之為親本檢定。在一次實驗中實際所能繁殖的後裔數祇能代表該後裔羣的一部份時則稱為樣本 (sample)。樣本大即所繁殖的後裔數多，所能供給後裔羣的情報 (information) 多，因而具有後裔羣 (或族羣) 的代表性。根據這一條件，則樣本越大越好。但由於試驗田面積的限制，作物本身生理上的限制，以及育種家想在一次試驗中儘可能多作親本檢定的願望等等，後裔羣取樣之大小不能不受限制。乃有決定取樣大小的問題。一般樣本大小的決定多以估計族羣平均介量為目的，很少顧及估計族羣變方。本文所討論之樣本大小同時考慮族羣 (即後裔羣) 平均表現及變異多寡的代表性。

二、方法與結果

(一) 決定取樣大小的條件：樣本估值， $\hat{\theta}$ ，與族羣介量， θ ，差的絕對值可為估計介量估量準確性之度量。以 $\Delta\hat{\theta}=100|\hat{\theta}-\theta|/\theta$ 表示樣本估值與族羣介量的相對絕對差，則 $\Delta\hat{\theta}$ 愈小表示樣本估值的準確度愈高。樣本大小之決定可根據下列二條件：

1. $\hat{\theta}$ 須為合意的估值： $\Delta\hat{\theta}$ 必須小於某一水準值， l ，而使 $\hat{\theta}$ 具有令人滿意的準確性時。
2. $\hat{\theta}$ 須為可靠的估值：在重取報樣中， $(\hat{\theta} \leq l)$

出現的機會相當多時。

因此適當的樣本大小必能供給合意而且可靠的族羣介量的情報。

(二) $\Delta\hat{\theta}$ 的期望值：一般數量性狀多為連續變數且近似於常態分布。設 μ 及 σ^2 為某性狀變數 x 族羣之二介量。 $(x-\mu)$ 絕對值的期望值及變方 (kendall, 1952) 分別為：

$$E|x-\mu| = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} |x-\mu| \exp(-(x-\mu)^2/2\sigma^2) dx$$
$$d_x = \sqrt{\frac{2}{\pi}} \frac{\sigma}{\pi}$$
$$V|x-\mu| = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} (|x-\mu| - E|x-\mu|)^2 \exp(-(x-\mu)^2/2\sigma^2) dx = (1 - \frac{2}{\pi}) \sigma^2$$

根據上式， $E(\Delta\bar{x}) = E(100|\bar{x}-\mu|/\mu) = (100/\mu)$

$$E|\bar{x}-\mu| = (100/\mu) \sqrt{\frac{2}{\pi}} \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \sqrt{\frac{2}{\pi}} \frac{CV}{\sqrt{n}}$$
$$\text{及 } V(\Delta\bar{x}) = (\frac{100}{\mu})^2 V|\bar{x}-\mu| \approx (1 - \frac{2}{\pi}) \frac{CV^2}{n}$$

因為 $(\bar{x}-\mu)$ 的變方為 σ^2/n ，式中之 CV 為族羣的變異係數， n 為取樣大小。 $\Delta\bar{x}$ 的期值與取樣大小及族羣變異係數的關係略見圖 1 之曲線 a, b 及 c，圖中橫軸為取樣大小，縱軸為 $E(\Delta\hat{\theta})$ 相當於準確度水準值， $\hat{\theta}$ 可為樣本平均 $\bar{x}$ 或樣本變方 s^2 。族羣 CV 增加時 $E(\Delta\bar{x})$ 也增高，因此在相同的水準值 $\bar{x}$ ， CV 大的變數需要較大的樣本。水準值 l ，即 $E(\Delta\hat{\theta})$ 在 10 以下的估值可算是相當準確的估值。一般常態變數的 CV 多在 10 及 30 之間，因此取樣大小在 20 附近即可供給相當合意的族羣平均估值。若令 $y = (s^2 - \sigma^2)/\sigma^2$ ，則 $E(y) = 0$ ， $V(y) \approx 2/(n-1)$ 。在 y 為近似於常態分布的前提下， $E|y| = \sqrt{\frac{2}{\pi}} \sqrt{\frac{2}{n-1}}$ ， $V|y| \approx 2(1 - \frac{2}{\pi})/(n-1)$ ，則 $E(\Delta s^2) = E(100|y|) = 100 \sqrt{\frac{2}{\pi}} \sqrt{\frac{2}{n-1}}$ 及 $V(\Delta s^2)$

* Hawaiian Sugar Planter's Assoc. Expt. Station, Honolulu, Hawaii.

$$= V(100|y) \approx (100)^2 2(1 - \frac{2}{\pi}) / (n-1) \cdot E(s\Delta^2)$$

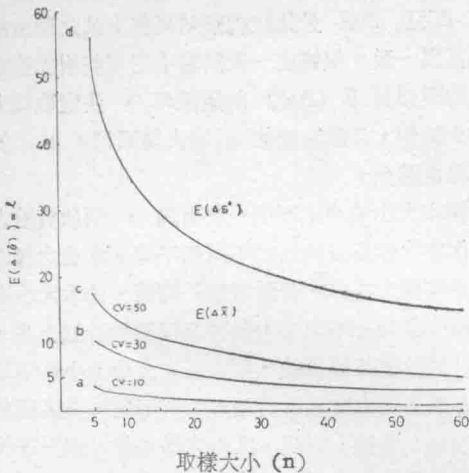


圖 1 樣本估值與族羣介量的相對絕對差的期望值， $E(\Delta \hat{\theta})$ ，與樣本大小， n ，的關係。CV 為族羣的變異係數，在 CV 等於 10, 50, 及 50 時， $E(\Delta \bar{x})$ 與 n 的關係為曲線 a, b 及 c。 $E(\Delta s^2)$ 與 n 的關係為曲線 d。

表 1 在不同的族羣變異係數及取樣大小下， $\Delta \bar{x}$ 小於或等於某一水準值（10%與 5 %）時樣本的出現機率，即 $P\{\Delta \bar{x} \leq \text{水準值}\}$ 。

C. V %	水準值	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
10	5	.7372	.8858	.9476	.9750	.9876	.9933	.9970	.9984	.9992	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
	10	.9750	.9984	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
20	5	.4246	.5650	.6680	.7372	.7888	.8294	.8612	.8858	.9070	.9232	.9356	.9476	.9566
	10	.7372	.8858	.9476	.9750	.9876	.9933	.9970	.9984	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
30	5	.2960	.4108	.4908	.5528	.6046	.6476	.6876	.7198	.7458	.7698	.7924	.8132	.8294
	10	.5408	.7016	.7994	.8658	.9010	.9293	.9488	.9634	.9728	.9802	.9858	.9896	.9922
40	5	.2206	.3034	.3688	.4246	.4714	.5034	.5408	.5704	.5990	.6212	.6476	.6680	.6876
	10	.4246	.5650	.6680	.7372	.7888	.8294	.8612	.8858	.9070	.9232	.9356	.9476	.9566
50	5	.1586	.2510	.3034	.3472	.3830	.4176	.4448	.4714	.4972	.5222	.5408	.5588	.5820
	10	.3108	.4714	.5646	.6318	.6326	.7242	.7620	.7924	.8198	.8414	.8612	.8788	.8926

$$\begin{aligned} 2. \text{由 } P\{\Delta s^2 \leq \ell\} &= P\{100|s^2/\sigma^2 - 1| \leq \ell\} = P\{1 - \ell/100 \leq \frac{s^2}{\sigma^2} \leq 1 + \ell/100\} \\ &= P\{(n-1)(1 - \ell/100) \leq X^2_{(n-1)} \leq (n-1)(1 + \ell/100)\} \end{aligned}$$

可求出樣本 Δs^2 小於某一水準值的機率。在 ℓ 分別為 10%，20%，30% 及 40% 時，此機率值與取樣大小的關係見圖 2，在 ℓ 等於 20%，及 $n=80$ 時 Δs^2 出現的機率約為 0.80，而當 $\ell=10\%$ 及 $n=80$ ， Δs^2 出現的機率不到 0.5。因此，想得到合意而可靠的樣本變方 s^2 ，必須取樣很大才行。

與取樣大小之關係見圖 1 之曲線 d。樣本變方 S^2 代表族羣變方的準確度比起樣本平均來差得很多。尤其在樣本大小少於 20 時， $E(\Delta s^2)$ 皆高於 25。若設水準值為 20 時，樣本大小等於 10 可為相當合意的族羣均代表，但在 $n=60$ 時尚不能合意的代表族羣變方。值得一提的是 $E(\Delta s^2)$ 與族羣 CV 無關。

(三) $\Delta \hat{\theta}$ 小於水準值的機率：根據某一水準值，各樣本估值之 $\Delta \hat{\theta}$ 出現的機率即 $P\{\Delta \hat{\theta} \leq \ell\}$ 可分別求出如後：

1. $P\{\Delta \bar{x} \leq \ell\} = P\{100|\bar{x} - \mu| \leq \ell\} = P\{|Z| \leq \ell\sqrt{n}/CV\}$ ，式中 Z 為標準化之常態變值，此式為一般常見求樣本大小之公式。在水準值為 5 % 及 10 %，CV 為 10, 20, 30, 40, 50 及各取樣大小下取樣機率列於表 1。族羣 CV 在 10 左右，樣本大小在 5 到 10 即可供給相當可靠的 μ 的估值。CV 在 30 左右時樣本大小須在 30 始能供給相當可靠的估值，CV 在 50 左右時，樣本估值可靠的程度減低很多。但樣本大小之決定也許不必固定在 5 或 10% 之水準值上。

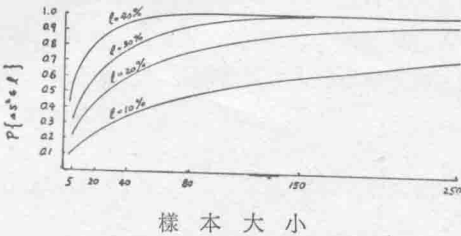
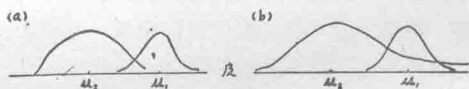


圖 2 在不同取樣大小下， Δs^2 小於某一水準值 ℓ 時樣本的出現機率， $P\{\Delta s^2 \leq \ell\}$ 。

三、討論與結論

選種而能改變一族羣的平均表現，必須在該族羣內含有相當數量之遺傳變異（本文統稱為變異）。因此族羣內所含變異為族羣遺傳家數量遺傳家所特別重視。但變異本身並不保證育種之成效。設一族羣內所含變異很大，但其最優秀之個體仍比不上已有的標準品種，則想由該族羣選育出優良品種之可能性必甚微小。因此，對育種家而言，變異之外，族羣之平均表現亦甚為重要。一般，若後裔羣之變異大，平均表現優秀則其親本亦優秀。邏輯上，平均表現差之後裔羣若變異甚大，其優秀之個體有超越性的表現，則其親本亦當視為優良之育種親，因此，在檢定親本之優劣時，平均表現與變異大小兩者似乎同等重要，其實不然。設 μ_1, σ_1^2 及 μ_2, σ_2^2 分別為二後裔羣之介量，則在 $\mu_1 > \mu_2$ 及 $\sigma_1^2 < \sigma_2^2$ 時，其分布可能為(a)或(b)。



但 (a)、(b) 出現的機會並不相等，一般 (b) 比較少有，而且當 $\mu_1 > \mu_2$ 甚多時，優良個體出現的機會也大。Hogarth. (1971) 在甘蔗選種試驗中研究影響選種之因素時，發現後裔羣內的變異性並不成為檢定親本的非常重要的決定因素。雖然許多優良親本後裔羣之變異比一般之平均變異為高。

因此在親本檢定時，平均表現比變異大小略為重要。就估值之準確度而言，變異可比平均略差。換言之，樣本大小對平均的估計必須十分準確而對變異的估計可略為放寬。

決定取樣大小，必須先決定“合意”估值的水準值及“可靠”估值的機率值。這兩個標準值的決定缺少客觀的依據，祇能靠主觀作合理的判斷。增大取樣，固然能提高合意的水準，可信的機率，但由此增加實際操作上的困難亦須加以考慮，諸如經費上的增加或受

檢親本數相對的減少等等。Wu and Heinz 曾對甘蔗後裔羣的實際資料重複抽取不同大小的隨機樣本，計算 $\Delta\bar{x}$ 及 Δs^2 並比較觀察結果與上述之理論結果發現甚為一致。根據在一次試驗中盡可能增加檢定親本數的理想及 $E(\Delta s^2)$ 的遞減率，決定取樣大小以不少於40，且盡可能使 n 增大為原則。 n 小於40則須盡量避免。

樣本大小的決定不能一概而論，須依實驗之目的，作物之性質及性狀的不同而不同。本文之樣本大小考慮到變方在內。若祇考慮平均值，樣本大小顯然可以減少很多。本文亦未曾談及田間設計的方法。若以估計實驗機差為目的，則小區之大小，小區內取樣之多寡顯然與本文之所討論者有所不同。小區間可代表一族羣之重複，因此小區內之樣本數以能正確代表族羣平均為佳。小區內的均方 σ_w^2 或可為族羣（後裔羣）變方的估值，則在一次試驗中每一後裔羣之小區內均方之總自由度須超過 40（為各一小區內自由度之總計）。若變方成份劃分亦為實驗目的之一，則取樣大小須慎加選擇，對試驗結果之解釋尤須小心。Gilbert (1973) 曾懷疑變方成分劃分的價值。因為由樣本估計變方遭受過大的取樣變異，樣本不夠大時其結果既不準確也不可靠是值得注意的事。除非取樣很大，才另當別論。本文謹提供了最基本的取樣知識，育種家尚須根據其他條件以作適當取樣大小的決定。

引用文獻

1. Gilbert, N. 1973. Biometrical Interpretation, Clarendon Press, Oxford.
2. Hogarth, D. M. 1971. Bur. Sug. Expt. Statn. Queensland, Tech. Comm. No. 1.
3. Kendall, M. G. 1952. The Advanced Theory of Statistics, Vol. I, Hafner Pub. Co., New York.
4. Wu, K. K. & D. J. Heinz. (In preparation) Minimum Sample Size in Sugar Cane breeding.

導出性狀之遺傳率及其選拔

廖 雲 英

鄔 宏 潘*

一、前 言

所謂導出性狀，係由原始資料經過換算而得的性狀，並非直接測定者。如草型指數 (plant type index) 指株高與株寬之比值，株高或株寬乃直接測定而得者，稱之為絕對性狀，而草型指數為此兩性狀之比，故為導出性狀之一種。我們常以 x 、 y 表示絕對性狀，而以 v 表示導出性狀， $v=x/y$ 。

在實際之產量育種選拔工作上導出性狀的應用逐漸成為重要。因一般育種均避免在初期世代進行產量之選拔，而須待到後期世代遺傳因子固定後才舉行產量比較試驗，進行高產量的選拔工作，由於支配產量的遺傳因子甚多，這些遺傳因子須經甚多世代後才呈純結合體而固定，在時間上須浪費甚多無意義的工作。因此，目前有甚多研究人員在尋找與產量有關的絕對性狀或導出性狀，作為產量高低的指標，以期在早期世代間接選拔高產品系，節省人力與時間，而促進育種效果。

這些與產量有間接關係的性狀，如以水稻而言有穀重/莖重比值 (Ito *et al* 1966)，株型 (Morishima *et al* 1967)，穗重/總體重之比值 (Ikehashi *et al* 1972) 等。這些性狀大都屬於導出性狀，而並非直接測定者，因此本文介紹這種導出性狀的遺傳率的估計方法以及以此性狀間接選拔產量的可行性。

二、導出性狀之遺傳率

Lush (1943) 曾提出一般性的遺傳率公式為

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2} \dots\dots\dots (1)$$

式中 h^2 為遺傳率 (heritability)， σ_g^2 為遺傳型變方， σ_p^2 為外表型變方。此遺傳率公式係針對一個變數導出者，因此僅適用於絕對性狀，導出性狀涉及兩個變數 x 、 y ，故其遺傳率的意義應重新定義，其估計方法也須另尋較為合理者。茲簡略說明導出性狀的

遺傳率的估算方法。

Merrill (1928) 曾假設 x 、 y 均呈常態分布的情況下，對導出性狀之頻度分布加以詳盡之研究，得以原點為中心之一、二級動差 (moments) 為：

$$m_1' = \frac{\mu_x}{\mu_y} \{1 + V_y(V_y - rV_x) + (1 + 3V_y^2 + 15V_y^4 + 105V_y^6) \dots\dots\dots (2)$$

$$m_2' = \left(\frac{\mu_x}{\mu_y}\right)^2 \{1 + 3V_y^2 - 4rV_yV_x + V_x^2 + 15V_y^4 - 24rV_y^3V_x + 3V_y^2V_x^2 + 6r^2V_y^2V_x^2 + 105V_y^6 - 180rV_y^5V_x + 15V_y^4V_x^2 + 60r^2V_y^4V_x^2 + 945V_y^8 - 1680rV_y^7V_x + 105V_y^6V_x^2 + 630r^2V_y^6V_x^2 \} \dots\dots\dots (3)$$

式中 r 為 x 、 y 間的相關係數， μ_x 、 μ_y 為 x 、 y 兩絕對性狀的平均值， V_x 、 V_y 分別為 x 、 y 之變異係數。因 $\sigma^2 = m_2 = m_2' - (m_1')^2$ ，故導出性狀的變方為

$$\sigma_v^2 = \left(\frac{\mu_x}{\mu_y}\right)^2 \{V_y^2 - 2rV_yV_x + V_x^2 + 8V_y^4 - 16rV_y^3V_x + 3V_y^2V_x^2 + 5r^2V_y^2V_x^2 + 69V_y^6 - 138rV_y^5V_x + 15V_y^4V_x^2 + 54r^2V_y^4V_x^2 + 696V_y^8 - 1392rV_y^7V_x + 105V_y^6V_x^2 + 591r^2V_y^6V_x^2 \} \dots\dots\dots (4)$$

式中 V_y 為 σ_y/μ_y ， V_x 為 σ_x/μ_x 。當 V_x 、 V_y 值甚小時，其三次方以上的項目之值甚小可不計，因此上式可變形成：

$$\sigma_v^2 = \left(\frac{\mu_x}{\mu_y}\right)^2 \left\{ \frac{\sigma_x^2}{\mu_x^2} - 2r \frac{\sigma_x}{\mu_x} \cdot \frac{\sigma_y}{\mu_y} + \frac{\sigma_y^2}{\mu_y^2} \right\} \dots\dots\dots (5)$$

* 中央研究院植物研究所研究助理、研究員。

今設數量性狀 x 的遺傳因子型值 x_g 及其環境值 x_e 。之頻度分布呈常態分布，即 $N(\mu_x, \sigma_{x_g}^2)$ 及 $N(0, \sigma_{x_e}^2)$ ，而遺傳因子型與環境間無交互作用存在，則其外表型值 x_p 為；

$$x_p = x_g + x_e \dots\dots\dots(6)$$

如 σ_p^2 為其外表型變方，則

$$\sigma_{x_p}^2 = \sigma_{x_g}^2 + \sigma_{x_e}^2 \dots\dots\dots(7)$$

此理論對另一數量性狀 y 也應適用。今如設導出性狀之外表型值為

$$V_p = x_p / y_p \dots\dots\dots(8)$$

則利用(5)式可得導出性狀 v_p 之變方為

$$\sigma_{v_p}^2 = \left(\frac{\mu_x}{\mu_y} \right)^2 \left\{ \frac{\sigma_{x_p}^2}{\mu_x^2} - 2r_p \frac{\sigma_{x_p}}{\mu_x} \cdot \frac{\sigma_{y_p}}{\mu_y} + \frac{\sigma_{y_p}^2}{\mu_y^2} \right\} \dots\dots\dots(9)$$

式中 r_p 為 x_p 與 y_p 之相關係數。

又設 x 、 y 性狀間之變積，也有下式之關係；

$$r_p \sigma_{x_p} \sigma_{y_p} = r_g \sigma_{x_g} \sigma_{y_g} + r_e \sigma_{x_e} \sigma_{y_e} \dots\dots\dots(10)$$

則

$$\sigma_{v_p}^2 = \left(\frac{\mu_x}{\mu_y} \right)^2 \left\{ \frac{\sigma_{x_g}^2}{\mu_x^2} - 2r_g \frac{\sigma_{x_g}}{\mu_x} \cdot \frac{\sigma_{y_g}}{\mu_y} + \frac{\sigma_{y_g}^2}{\mu_y^2} + \frac{\sigma_{x_e}^2}{\mu_x^2} - 2r_e \frac{\sigma_{x_e}}{\mu_x} \cdot \frac{\sigma_{y_e}}{\mu_y} + \frac{\sigma_{y_e}^2}{\mu_y^2} \right\} = \sigma_{v_g}^2 + \sigma_{v_e}^2 \dots\dots\dots(11)$$

式中

$$\left. \begin{aligned} \sigma_{v_g}^2 &= \left(\frac{\mu_x}{\mu_y} \right)^2 \left\{ \frac{\sigma_{x_g}^2}{\mu_x^2} - 2r_g \frac{\sigma_{x_g}}{\mu_x} \cdot \frac{\sigma_{y_g}}{\mu_y} + \frac{\sigma_{y_g}^2}{\mu_y^2} \right\} \\ \sigma_{v_e}^2 &= \left(\frac{\mu_x}{\mu_y} \right)^2 \left\{ \frac{\sigma_{x_e}^2}{\mu_x^2} - 2r_e \frac{\sigma_{x_e}}{\mu_x} \cdot \frac{\sigma_{y_e}}{\mu_y} + \frac{\sigma_{y_e}^2}{\mu_y^2} \right\} \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots(12)$$

而 r_g 及 r_e 各為 x 、 y 兩性狀間之遺傳相關及環境相關。因此 Ikehishi (1971) 對導出性狀之遺傳率定義為：

$$h^2 = \sigma_{v_g}^2 / \sigma_{v_p}^2 \dots\dots\dots(13)$$

導出性狀 v 對分子性狀 x 之直線迴歸方程式為：

$$v(x) = \left\{ \left(\mu_y - r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \mu_x \right) x + r \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \cdot \mu_x^2 \right\} / \mu_y^2 \dots\dots\dots(14)$$

因此 v 與 x 的相關係數為

$$R_{x,v} = \frac{\left(\frac{V_x}{V_y} - r \right)}{\sqrt{\left(\frac{V_x}{V_y} - r \right)^2 + 1 - r^2}} \dots\dots\dots(15)$$

故依(15)式知，當兩絕對性狀之變異係數之比 $\left(\frac{V_x}{V_y} \right)$ 及其相關係數 r 已知時，可粗略估計 v 及 x 間的相關程度。Ikehishi (1971) 曾依(15)式作出依 $\frac{V_x}{V_y}$ 及 r 值估算 v 與 x 間的相關係數圖，如圖 1。由此圖可直接查得導出性狀與作為分子的絕對性狀間的相關係數。

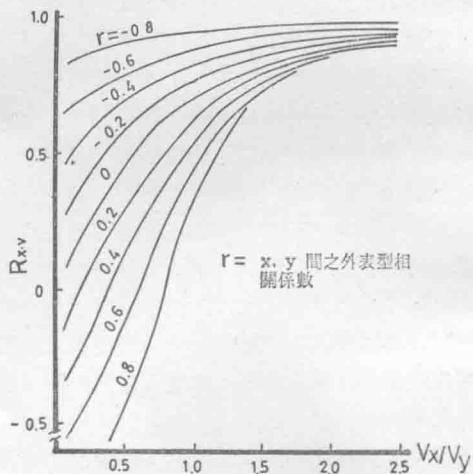


圖 1. 由 x 、 y 間之外表型相關係數 (r) 及 V_x/V_y 值推測 v 與 x 間之相關係數 $R_{x,v}$

三、實 例

Ikehishi (1971) 利用水稻 kinmaze $\times$ chiyo-hikari 之 F_3 代雜交後裔為材料進行導出性狀遺傳率之估計研究。試驗設三區（重複三次），每區種植 50 個 F_3 系統，收穫後每區每系統選 5 株，各株進行五性狀之測定，將所得之資料作變方及變積分析，茲將其分析結果列於表 1 及 2。而表 3 為利用(13)式估算的遺傳率值，但括弧中所列之數字則由直接法求得者。（直接法係指將原始資料先變換成 v ，再作變方分析而得者。）

茲舉一例以估算穗重／總重之遺傳率。由式(12)知

$$\sigma_{v_g}^2 = \left(\frac{32583}{67.641} \right)^2 \left\{ \frac{12079}{(32583)^2} - \frac{2(0.3004) \sqrt{12079} \sqrt{43.147}}{(32583)(67.641)} \right\}$$